

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lucie Buchbauerová

Evoluce pohlavních chromozomů a karyotypu u ještěřů
skupiny Laterata

Evolution of sex chromosomes and karyotypes in the lizard
clade Laterata

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Konzultantka: RNDr. Martina Johnson Pokorná, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování

Velice děkuji Lukáši Kratochvílovi a Martině Johnson Pokorné za odborné vedení mé práce a za velkou ochotu, s jakou mi poskytovali cenné konzultace a rady. Dále děkuji svým rodičům a sestře za zázemí, které pro mě vždy znamenali. Chtěla bych vyjádřit velké díky také své babičce Emílii a svým kočkám Bety, Sazi, Kiki, Wifi, Mici a Genie za to, že pro mě vždy byly a budou inspirací a motivací ke studiu biologie a všeho živého. Konečně děkuji Petrovi Jedelskému za to, že mě při tvorbě této práce každý den podporoval.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 14. 8. 2015

Lucie Buchbauerová

ABSTRACT

The aim of this study was to summarize all what is known about the karyotype and about sex chromosomes in the lizard clade Laterata and to analyze this two gained datasets by means of a phylogeny. Karyotype represents a whole number of chromosomes in a cell and it is an important source of informations on how the genetic information in nucleus is organized and how it works along with the evolution. The Laterata clade consists of four big groups of squamate reptiles: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia and Lacertidae. All the groups have a genotypic sex determination system (GSD) and some species within these clades pones sex chromosomes. If they are present, in Teiidae and Gymnophthalmidae it is the XY sex chromosome system which determines the sex of a specimen. On the other hand, in Amphisbaenia and Lacertidae it is the ZW system of sex determination. Sometimes the $X_1X_1X_2X_2:X_1X_2Y$ or $Z_1Z_1Z_2Z_2:Z_1Z_2W$ sex chromosome system occurs in Teiidae / Gymnophthalmidae or in Lacertidae, respectively.

The phylogenetical analysis was performed in Mesquite programme and the output from the analysis is a phylogenetical tree with two characters (number of chromosomes and the sex determination system) and the maximum parsimony counted for each of them. Then the interpretation was in the order and it is the main part of this study.

Key words: karyotype, sex chromosomes, phylogeny, reptiles, lizards

ABSTRAKT

Cílem této práce bylo shrnout dosavadní znalosti o karyotypu a pohlavních chromozomech u ještěřů skupiny Laterata a analyzovat získaná data pomocí fylogenetické analýzy. Karyotyp představuje soubor všech chromozomů v jádře buňky a jeho sledováním sledujeme i to, jak je v jádře genetická informace organizována a jak podléhá evoluci. Skupina Laterata obsahuje čtyři velké skupiny šupinatých plazů: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae. Všechny tyto skupiny mají geneticky určené pohlaví (GSD) a některé druhy mají rozeznatelné pohlavní chromozomy. Pokud jsou pohlavní chromozomy diverzifikovány (přítomny), u skupin Teiidae a Gymnophthalmidae jsou to XY, popřípadě neopohlavní chromozomy $X_1X_1X_2X_2:X_1X_2Y$. U skupin Amphisbaenia a Lacertidae určují pohlaví ZW pohlavní chromozomy, případně $Z_1Z_1Z_2Z_2:Z_1Z_2W$ neopohlavní chromozomy.

Fylogenetická analýza byla provedena v programu Mesquite a výstup z této analýzy představuje fylogenetický strom se dvěma charaktery, přičemž pro každý z nich byla použita metoda maximální parsimonie, pomocí níž se ve stromě pro každou větev vypočítaly nejpravděpodobnější ancestrální stavy.

Klíčová slova: karyotyp, pohlavní chromozom, fylogeneze, plazi, ještěři

Obsah

1 ÚVOD	1
1.2 Karyotyp	1
1.2 Fylogeneze skupiny Laterata	3
1.3 Cíle práce	3
2 FYLOGENETICKÁ ANALÝZA.....	4
2.1 Laterata	4
2.1.1 Teiidae	7
2.1.2 Gymnophthalmidae.....	9
2.1.3 Amphisbaenia.....	10
2.1.4 Lacertidae	12
3 ZÁVĚR	16
4 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	17

1 ÚVOD

Laterata je skupina patřící do šupinatých plazů (Reptilia: Squamata). Zahrnuje čtyři velké skupiny: Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae (Pyron et al., 2013). Skupiny Teiidae a Gymnophthalmidae jsou svým výskytem vázány na oblast Nového světa (jižní část Severní Ameriky, Střední Amerika, Jižní Amerika), zatímco skupina Lacertidae se vyskytuje primárně ve Starém světě (v Eurasii i Africe). Amphisbaenia mají centra rozšíření na ostrovech v oblasti jižní Severní a Střední Ameriky, na Pyrenejském poloostrově a protějším pobřeží Gibraltarského průlivu a dále v Jižní Americe a v Africe. Zástupci všech těchto skupin (řádově v počtu několika stovek) jsou tedy společně jako skupina Laterata rozšíření prakticky kosmopolitně a zároveň se přizpůsobili širokému spektru podmínek od pouštních habitatů až po deštné pralesy. Také mají nejrozličnější strategie pro získávání potravy, ale vždy (až na naprosté výjimky) jsou to masožravci, popř. hmyzožravci. Z hlediska rozmnožování skupina Laterata zahrnuje převážně oviparní (vejcorodé) zástupce. Viviparita (živorodost) se vyskytuje pouze u některých zástupců skupin Amphisbaenia a Lacertidae.

Tato práce se zabývá rekonstrukcí toho, jak probíhala evoluce uspořádání genomu zástupců skupiny Laterata v podobě karyotypu. To, jak se mění strukturní uspořádání genetické informace, může mít totiž vliv i na změny v samotné genetické informaci, nebo je naopak může odrážet.

1.2 Karyotyp

Karyotyp, soubor všech chromozomů v jádře buňky, může nabývat druhově specifickou podobu, pokud jde o počet a morfologii chromozomů. Počet chromozomů v evoluci ovlivňují například delece celých chromozomů, chromozomové duplikace (popřípadě i třeba duplikace celé chromozomové sady), chromozomové fúze a rozpady. Morfologii chromozomů určují konkrétní typy těchto změn: translokace (například Robertsonovské translokace – připojení chromozomového raménka na jiný chromozom). Dále se na podobě chromozomu projevují inverze (paracentrické nebo pericentrické – otočení směru úseku chromozomu, nezahrnující nebo zahrnující oblast centromery).

Morfologie chromozomů v metafázi, ve které se většinou karyotyp vizualizuje, je poměrně přesně klasifikována. Jednou z publikací, které určování morfologie chromozomů standardizují, je práce kolektivu Levan et al. (1964). K určení, jaký typ chromozomu má člověk před sebou, se vyhodnocuje především poloha centromery a délka (absolutní a relativní) chromozomových ramének. Metafázní chromozomy mohou být telocentrické, subtelocentrické (akrocentrické), submetacentrické, metacentrické, popřípadě s difúzní centromerou, přičemž jsou možné i různé přechody mezi těmito typy chromozomů. Všichni autoři ale nepoužívají tyto termíny konzistentně, a pokud se chromozomy neměří přesně, hraje někdy ve vyhodnocování typu chromozomu subjektivní názor konkrétního autora. Velikostně se ještě chromozomy dělí na makrochromozomy (označované jako M) a mikrochromozomy (m). Většina autorů (včetně prací citovaných v této studii) klasifikuje jako mikrochromozom chromozom, který je menší než jeden mikrometr.

Metafázní chromozomy je možné v základním postupu studovat pomocí klasického Giemsova barvení. Další cytogenetické metody „proužkování“ pomáhají objasnit nejen velikost a tvar chromozomů, ale také to, do jaké míry je chromozom heterochromatinizovaný (např. C-pruhování), nebo dokážou určit polohu organizátorů jadérka (NORs, nucleolar organizing regions) na chromozomu. V posledních letech dochází také k rozvoji metod molekulární cytogenetiky, které představují různé druhy fluorescenční *in situ* hybridizace, s metodami pro izolaci částí genomu jako laserová mikrodisekce či průtoková cytometrie a další (například Pokorná et al., 2011b).

Každý chromozom má v každé fázi cyklu buňky nenáhodně určenou svoji polohu v jádře; s tím také souvisí to, jak aktivní na něm probíhá genová exprese (Cremer et al., 2006). Některé chromozomy mají skoro po celé délce většinu času transkripčně neaktivní oblasti (heterochromatin), na jiných je zase téměř výhradně lokalizován euchromatin.

Jedním z typů chromozomů, které bývají výrazně heterochromatinizované, jsou zvláštní malé B-chromozomy, které bývají v jádře „navíc“ a jejichž úloha v životě buňky, nebo vůbec v evoluci druhu, není ještě přesně prozkoumána (Bertolotto et al., 2004).

Nejzajímavějším typem chromozomů jsou pohlavní chromozomy. Pohlavní chromozomy vznikají z původně somatických chromozomů (autozomů) tak, že na nich dojde ke vzniku genu nebo genů determinujících pohlaví. Pohlavní chromozomy přinášejí výhodu v možnosti rozřešení genetické korelace mezi pohlavími vazbou pohlavně antagonistických alel na jejich pohlavně specifické úseky. Jejich přítomnost také zpravidla vede k zajištění vyrovnaného poměru pohlaví (Pokorná & Kratochvíl, 2009). Pokud jsou již pohlavní chromozomy silněji diferencovány, návrat do stavu, kdy pohlaví určovalo vnější prostředí (u obratlovců patrně ancestrálního), už pravděpodobně není možný (Pokorná & Kratochvíl, 2009). Zvláště na chromozomech, které má pouze heterogametické pohlaví (Y nebo W), často dochází k degeneraci většiny oblastí, ke ztrátě funkčních oblastí a akumulaci repetitivních sekvencí. Pohlavní chromozomy jsou někdy heteromorfní (Y nebo W jsou morfologicky odlišné od X nebo Z, většinou jsou výrazně menší). Takové chromozomy je snadné odlišit v cytogenetické analýze již po klasickém barvení (například Olmo et al., 1990). Homomorfní pohlavní chromozomy je někdy možné identifikovat pomocí nějaké molekulárně-cytogenetické metody (například komparativní genomové hybridizace) nebo diferenciálního barvení (například C-pruhování - Y a W chromozom bývají často výrazně heterochromatinizované – Olmo et al., 1990).

Přidáním původně autozomálního úseku chromozomu na pohlavní chromozomy vznikají takzvané neopohlavní chromozomy. Pokud s autozomem fúzuje Y nebo W chromozom, vznikají takzvané mnohačetné neopohlavní chromozomy, které jdou snadno odhalit, protože heterogametické pohlaví má pak v karyotypu o jeden chromozom méně. Fúze chromozomu W s autozomem by mohla vést k preferenční segregaci tohoto neo-W chromozomu, nebo neo-Z chromozomů do vaječné, nebo naopak pólóvé buňky kvůli meiotickému tahu. To by mohlo způsobit vychýlení poměru pohlaví, a proti tomu by měla působit selekce na vyrovnaný poměr pohlaví (Pokorná et al., 2014). Tito autoři navrhuji, že v důsledku tohoto samičího meiotického tahu by se měly neopohlavní chromozomy vyskytovat častěji u druhů, u kterých jsou heterogametičtí samci (kde se Y ani neo-Y chromozom nikdy neúčastní samičí meiózy). Tuto hypotézu potvrzují srovnávací analýzou výskytu mnohačetných pohlavních chromozomů u plazů a savců. K podobnému pozorování (že Y chromozom fúzuje s autozomem častěji než X, Z nebo W chromozomy) došli ve své práci i Pennell et al. (2015), kteří svou studii zaměřili na šupinaté plazy a na ryby. Přiklání se však spíše k závěru, že je za to odpovědná vyšší mutační rychlost samců. Skupina

Laterata, kde se jednotlivé linie liší v heterogametickém pohlaví, by mohla být vhodnou skupinou k testování těchto hypotéz.

Ačkoli předek všech plazů i šupinatých plazů měl nejspíše pohlaví určované environmentálně, skupina Laterata už má pravděpodobně ancestrálně určené pohlaví genotypově (Pokorná & Kratochvíl, 2009). Šupinatí plazi se v rámci celé skupiny plazů vyznačují výraznou variabilitou v karyotypu i v počtu jeho změn. Ostatní skupiny – želvy (Testudines), krokodýli (Crocodylia) a ptáci (Aves - i přes velkou radiaci druhů) jsou oproti šupinatým mnohem konzervativnější, mají malou variabilitu v počtu i v morfologii chromozomů (Pokorná et al., 2011a). U ptáků se projevují opakované rozpady chromozomů, takže v porovnání se šupinatými plazi mají v diploidních sadách přibližně dvakrát větší počet chromozomů. K tomu, abychom zjistili, nakolik jsou chromozomy v rámci skupiny šupinatých homologické, by bylo potřeba provést více komparativních mapování, než bylo provedeno doposud (Pokorná et al., 2011b).

1.2 Fylogeneze skupiny Laterata

Skupiny Teiidae a Gymnophthalmidae jsou sesterské fylogenetické linie. Podobně jsou sesterskými liniemi Amphisbaenia a Lacertidae (Pyron et al., 2013). Umístění skupiny Amphisbaenia ve fylogenezi plazů bylo komplikované - na základě morfologických znaků mohla být řazena jako sesterská linie skupin Gekkota, Scleroglossa, nebo například Scincoidea (Lee, 2005). Hlavně molekulární data přispěla k tomu, že se dnes považují za sesterskou skupinu ke kladu Lacertidae (Townsend et al., 2004; Vidal & Hedges, 2005 – zde je také již použitý termín Laterata jako jméno skupiny zahrnující linie Teiidae, Gymnophthalmidae, Amphisbaenia a Lacertidae). Skupina Laterata je sesterská skupině Toxicofera a dohromady s ní tvoří skupinu Episquamata (Pyron et al., 2013). Šupinatí plazi (Squamata) jsou součástí skupiny Reptilia, respektive Sauropsida.

1.3 Cíle práce

Tato práce má za cíl shromáždit literární data o karyotypech druhů ze skupiny Laterata a o jejich pohlavních chromozomech, zrekonstruovat pomocí těchto dat fylogenezi a evoluci těchto znaků a stručně je zhodnotit.

2 FYLOGENETICKÁ ANALÝZA

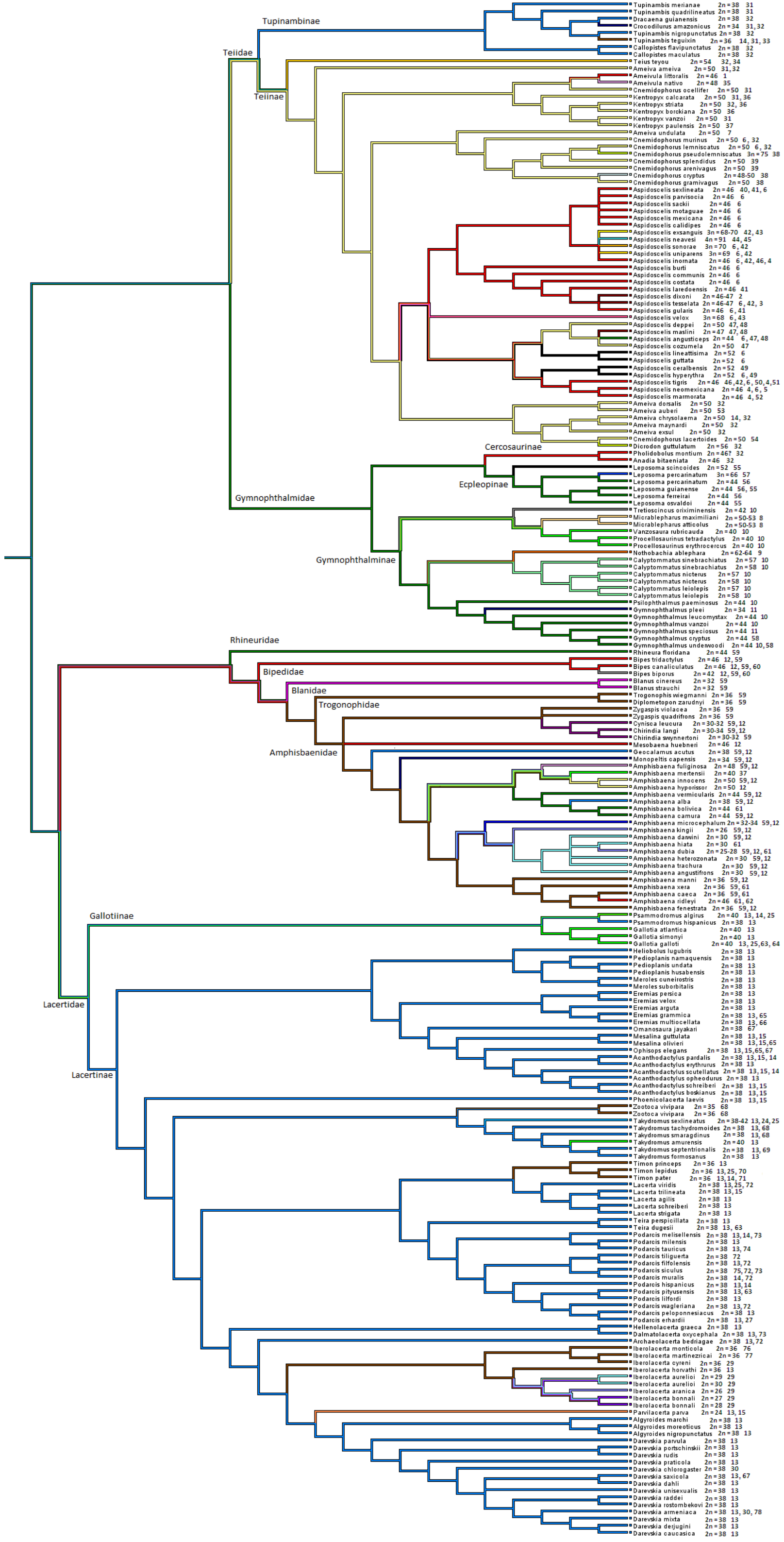
Fylogenetickou analýzu jsem prováděla pomocí programu Mesquite (<http://mesquiteproject.org/>). Data o celkovém počtu chromozomů se mi podařilo nashromáždit pro 209 druhů ze skupiny Laterata. Údajů o pohlavních chromozomech je v literatuře relativně málo, především z výše zmiňovaných technických a metodických důvodů. V programu Mesquite jsem větvení fylogenetického stromu obsahujícího druhy se známým karyotypem upravovala podle práce autorů Pyron et al. (2013), protože se jedná o nejrecentnější fylogenezi skupiny pokrývající nejvíce druhů. Z tohoto zdroje jsem převzala i názvy jednotlivých vyšších taxonů, podle nichž člením následující text. Metodou maximální parsimonie jsem pro jednotlivé fylogenetické linie zrekonstruovala nejpravděpodobnější ancestrální stavy počtu chromozomů a způsobů určení pohlaví. Počet druhů, kterým je zastoupena každá větší skupina v této práci, je mimo jiné do určité míry ovlivněn tím, jak dobře jsou jednotlivé skupiny prozkoumány.

2.1 Laterata

U společného předka celé skupiny Laterata zůstal ancestrální počet chromozomů nerozřešený. Společný předek skupiny Laterata mohl mít karyotyp $2n = 38$, nebo $2n = 44$ (obrázek 1). V další evoluci karyotypu zástupců skupiny hrály roli chromozomové přestavby.

Pokud je známo, u všech zástupců skupiny Laterata se vyskytuje genotypově určené pohlaví. Rekonstrukce ancestrálního stavu určování pohlaví prostřednictvím pohlavních chromozomů pro celou skupinu Laterata bohužel nebylo možné rozřešit, protože linie zahrnující skupiny Teiidae a Gymnophthalmidae má samčí heterogamii a linie vedoucí ke skupinám Lacertidae a Amphisbaenia samičí heterogamii (obrázek 2).

Obr. 1: Fylogenetický strom rekonstruující evoluci počtu chromozomů ve skupině Laterata. Odkazy 1 až 30 jsou shodné s odkazy u obrázku 2. Větvení stromu jsem, pokud bylo potřeba, upravovala i podle práce Reeder et al. (2002). 31 - dos Santos et al. (2008), 32 - Gorman (1970), 33 - Matthey (1933) in Olmo (1981), 34 - Hernando (1994), 35 - Rocha et al. (1997), 36 - Cole et al. (1995), 37 - Soma et al. (1975) in Olmo (1981), 38 - Cole & Dessauer (1993), 39 - Markežich et al. (1997), 40 - Matthey (1933) in Gorman (1970), 41 - Bickham et al. (1976), 42 - Ward & Cole (1986), 43 - Pennock (1965), 44 - Cole et al. (2014), 45 - Lutes et al. (2011), 46 - Cole (1984), 47 - Manríquez-Morán et al. (2000), 48 - Fritts (1969), 49 - Robinson (1973), 50 - Cole et al. (1969), 51 - Dessauer et al. (2000), 52 - Porter et al. (1991), 53 - Porter et al. (1989), 54 - Cole et al. (1979), 55 - Pellegrino et al. (1999b), 56 - Laguna et al. (2010a), 57 - Pellegrino et al. (2003), 58 - Cole et al. (1993), 59 - Gans (1978), 60 - Macgregor & Klosterman (1979) in Olmo (1981), 61 - Falcione & Hernando (2010), 62 - Laguna et al. (2010b), 63 - Cobror & Chieffi (1984), 64 - Cano et al. (1984), 65 - Kupriyanova (1994), 66 - Wang et al. (2014), 67 - Fritz et al. (1991), 67 - Arronet (1973), 68 - Nogusa (1953), 69 - Yang et al. (1989), 70 - Mateo et al. (1979), 71 - Odierna et al. (1990), 72 - Capula et al. (1982), 73 - Gorman et al. (1970), 74 - Belcheva et al. (1983), 75 - Dallai & Baroni Urbani (1967), 76 - Rojo et al. (2013), 77 - Arribas et al. (2004), 78 - Darevsky et al. (1978)



2.1.1 Teiidae

Společný předek skupiny Teiidae má nevyřešený ancestrální stav karyotypu – mohl jím být počet chromozomů $2n = 38$, $2n = 44$, $2n = 50$, nebo $2n = 54$. To je pravděpodobně způsobeno vyšší variabilitou v počtu chromozomů mezi jednotlivými druhy skupiny.

Tupinambinae

Pro skupinu Tupinambinae už je ancestrální stav počtu chromozomů jednoznačný, $2n = 38$. Zahrnutí zástupci mají vzájemně různý poměr počtu makrochromozomů a mikrochromozomů. Při pohledu na fylogenetický strom počty chromozomů u jednotlivých druhů napovídají, že u druhu *Crocodylus amazonicus*, který má v diploidním karyotypu 34 chromozomů ($2n = 34$) a dále u druhu *Tupinambis teguixin*, $2n = 36$, mohlo dojít k nezávislým redukcím v počtu chromozomů. dos Santos et al. (2008), však říkají, že $2n = 36$ u druhu *T. teguixin* je v daném rodu původní stav a stav $2n = 38$ u ostatních druhů rodu *Tupinambis* je druhotně vzniklý s novým párem mikrochromozomů. I to je možný scénář, alternativní hypotézy by se měly testovat srovnáním, zda karyotyp s $2n = 36$ je homologický či odráží homoplázi.

Teiinae

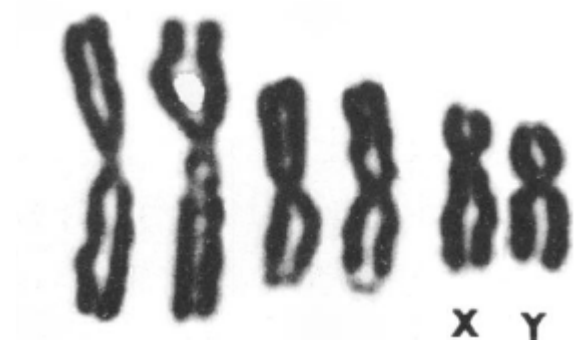
U společného předka skupiny Teiinae je situace stejná jako u předka všech druhů skupiny Teiidae. Možnosti ancestrálního stavu počtu chromozomů jsou u skupiny Teiinae $2n = 38$, $2n = 44$, $2n = 50$, nebo $2n = 54$. Ve skupině Teiinae se jako bazální odštěpuje druh *Teius teyou*, který má karyotyp $2n = 54$ (tedy poměrně vysoký počet chromozomů). Jako další se pak odštěpuje druh *Ameiva ameiva* s karyotypem $2n = 50$, a s chromozomy morfologicky zcela odlišnými od těch v karyotypu předchozího druhu (*A. ameiva* má všechny chromozomy akrocentrické, zatímco *T. teyou* má dva velké metacentrické, šest velkých submetacentrických chromozomů, 22 akrocentrických (středně velkých) chromozomů a 24 mikrochromozomů). Linie vedoucí ke zbývajícím druhům skupiny Teiinae má ancestrální stav karyotypu $2n = 50$, zástupci této linie se svým karyotypem však velmi často a leckdy i velmi výrazně od tohoto stavu liší.

Pro rod *Kentropyx* společně s prvním zástupcem parafyletického rodu *Cnemidophorus* (*C. ocellifer*) a druhy rodu *Ameivula* vychází jako ancestrální stav opět $2n = 50$. Počtem chromozomů se v této skupině odlišují *A. nativo* ($2n = 48$) a *A. littoralis* ($2n = 46$). V celé této linii jsou však karyotypy druhů velmi variabilní, co se týče poměrů počtů makro- a mikrochromozomů, ale i co se týče morfologie makrochromozomů. To může naznačovat na různé chromozomové fúze, štěpení, ale v případě rodu *Kentropyx* i na pericentrické inverze.

Druhá část parafyletického rodu *Cnemidophorus* společně s druhem *Ameiva undulata* mají společný ancestrální stav karyotypu $2n = 50$. Evoluční změna v počtu chromozomů nastala u druhu *C. pseudolemniscatus* ($3n = 75$), který je triploidní a partenogenetický a zjevně má hybridní původ. Další výjimka je v této skupině druh *C. cryptus*, opět partenogenetický druh, u kterého je karyotyp $2n = 50$ nebo 48 – karyotyp je možná intraspecificky variabilní. Jednotlivé druhy této linie se podle zdrojů mírně liší v morfologii hlavně největšího páru chromozomů, který je nejčastěji heteromorfní s jedním submetacentrickým a s jedním subtelocentrickým chromozomem.

Klad složený ze zástupců rodu *Aspidoscelis* nemá rozřešený ancestrální karyotyp. Se stejnou pravděpodobností mohl jejich diploidní ancestrální karyotyp obsahovat původně 46, 50, 68, nebo 52 chromozomů. V tomto kladu docházelo k velkému počtu evolučních změn, zástupci jsou často partenogenetičtí a vznikají jako druhy ze složité mezidruhové hybridizace (např. Cole & Dessauer, 1993). Zástupci ze skupiny druhu *A. sexlineata* mají všichni karyotyp $2n = 46$. Ve skupině okolo druhu *A. inornata* (který má $2n = 46$) mají druhy karyotyp velmi rozrůzněný. *A. uniparens* je partenogenetický hybrid s karyotypem $3n = 69$. *A. sonora* je taktéž partenogenetický hybrid s počtem chromozomů $3n = 70$. *A. neavesi* je první známý (partenogenetický) tetrapod ($4n = 91$, například Neaves, 1971). A partenogenetický hybrid *A. exsanguis* má $3n = 68$ až 70, nejspíše u něj existuje intraspecifická variabilita. Klad vedoucí ke skupině druhu *A. tessellata* má dobře rozlišený ancestrální karyotyp, $2n = 46$. Samotný druh *A. tessellata* pak ale vykazuje velikou variabilitu, kdy jeho diploidní (hybridní) karyotyp má počet chromozomů $2n = 46$, pokud je to populace, která nemá rozštěpený X chromozom, nebo $2n = 47$, když je X chromozom rozštěpený na dva menší chromozomy. *A. tessellata* má ale i triploidní partenogenetické populace s karyotypem $3n = 69$ (Pennock, 1965). Ve skupině druhů *A. tessellata* se od ancestrálního stavu odlišuje ještě *A. dixonii*, který má $2n = 46$ nebo 47 podle toho, jestli jeho X chromozom (3. největší chromozom v karyotypu) podstoupil centrické rozštěpení. *A. velox*, další partenogenetický druh, má triploidní karyotyp $3n = 68$. Linie, která se větví do skupin okolo druhů *A. deppei* a *A. tigris*, opět nemá rozřešený ancestrální stav karyotypu. Mohl jím být stav $2n = 46$, 50 nebo 52. V první skupině okolo *A. deppei* mají druhy $2n = 44$ až 52. Autoři se zde také někdy mírně lišili v poměru počtů uvedených makro- a mikrochromozomů. Mezidruhová variabilita může být u těchto druhů způsobena jejich původem - při procesu hybridizace či později během evoluce partenogenetické linie se zjevně snadno nějaký chromozom rozštěpí, zřídka, nebo jinak přemění. Ve druhé skupině okolo *A. tigris* mají druhy $2n = 52$ nebo $2n = 46$, přičemž tyto stavy korespondují s fylogenetickou příbuzností jednotlivých druhů.

Ve skupině Teiidae je heterogametické pohlaví samec (který má kromě autozomů pohlavní chromozomy X a Y), homogametické jsou samice (s autozomy a XX pohlavními chromozomy). Takové určení pohlaví máme potvrzeno u druhu *Ameivula littoralis*, u dvojice druhů *Aspidoscelis dixonii* a *Aspidoscelis tessellata*, a u trojice druhů *Aspidoscelis tigris*, *Aspidoscelis neomexicana* a *Aspidoscelis marmorata*. U druhů vzniklých hybridizací mezi druhy *A. marmorata* a *A. gularis* navíc vychází, že pohlavní chromozomy zdědí vždy jeden z určité haploidní sady rodičovského druhu a někdy dochází k rozštěpení chromozomu X v oblasti centromery (Taylor et al., 2003). Pozorování karyotypu druhu *A. tigris* také posloužilo autorskému kolektivu Cole et al. (1969) k vyslovení hypotézy, že vzhledem k různé poloze centromery na heteromorfním páru chromozomů, u nichž se předpokládá, že představují X a Y chromozom, proběhla u Y chromozomu v evoluci pericentrická inverze (obrázek 3).



Obr. 3: První tři (největší) páry chromozomů z karyotypu druhu *Aspidoscelis tigris*. Pár pohlavních chromozomů je zřetelně heteromorfni. Upraveno podle Cole et al. (1969).

2.1.2 Gymnophthalmidae

Ancestrální stav u skupiny Gymnophthalmidae je na základě výsledků analýzy $2n = 44$. V rámci užších taxonomických skupin dochází k poměrně četným evolučním změnám.

Pro skupinu **Alopoglossinae** jsem v literatuře žádný karyotyp do svoji analýzy nenašla. Proto tato skupina není v mém fylogenetickém stromě vůbec zastoupena.

Skupinu **Cercosaurinae** zastupují v mojí práci dva druhy - *Pholidobolus montium* a *Anadia bitaeniata*, kteří oba mají karyotyp $2n = 46$, přičemž u *P. montium* není jednoznačně určený počet mikrochromozomů. Nicméně na základě těchto dat zatím vychází pro skupinu Cercosaurinae jako ancestrální karyotyp $2n = 46$.

Skupina **Ecpleopinae** je v mé analýze zastoupena pěti druhy rodu *Leposoma* se známým karyotypem. *L. osvaldoi*, *L. ferreirai* a *L. guianense* mají karyotyp $2n = 44$. U *L. percarinatum* kromě diploidní formy $2n = 44$ našli ještě Pellegrino et al. (2003) i triploidní formu karyotypu ($3n = 66$). *L. scincoides* má oproti ostatním zástupcům skupiny Ecpleopinae znatelně větší diploidní počet chromozomů $2n = 52$. U druhu *L. scincoides* také jako u jediného druhu této skupiny není možné přesně rozlišit chromozomovou sadu na makro- a mikrochromozomy. V evoluci karyotypu tohoto druhu předpokládají Pellegrino et al. (1999b) pericentrické inverze. Ostatní druhy skupiny mají stejný počet makro- i mikrochromozomů (v haploidní sadě vždy 10M 12m, což platí i pro triploidní jedince druhu *L. percarinatum*). Ancestrální stav karyotypu skupiny Ecpleopinae má na základě těchto dat podobu $2n = 44$.

Ke skupinám **Bachiinae** a **Rhachisaurinae** opět nejsou žádná cytogenetická data.

Pro skupinu **Gymnophthalminae** vychází ancestrální karyotyp $2n = 44$. Přesto počet chromozomů u druhů ve dvou ze tří hlavních linií této skupiny je poměrně variabilní. *Tretioscincus oriximinensis* představující nejbazálnější větev linie vedoucí k rodům *Tretioscincus*, *Micrablepharus*, *Vanzosaura* a *Procellosaurinus* má karyotyp $2n = 42$. Sesterské druhy *Micrablepharus maximiliani* a *M. atticolus* mají oba karyotyp $2n = 50$ až 53, jejich počty chromozomů mohou variovat mezi 50 a 53 kvůli přítomnosti B-chromozomů (Yonenaga-Yassuda, 1999). Mohou se také vnitrodruhově lišit počtem jedno- a dvouramenných chromozomů a navíc jejich chromozomy nelze rozlišit na makro- a mikrochromozomy. *Vanzosaura rubricauda*, *Procellosaurinus tetradactylus* a *P. erythrocerus* mají všichni karyotyp $2n = 40$, se stejnými počty makro- a mikrochromozomů (16M 24m). Druh

Nothobachia ablephara, sesterský rodu *Calyptommatus*, má karyotyp $2n = 62$ až 64 , díky přítomnosti B-chromozomů. Polymorfismus pěti párů chromozomů u tohoto druhu vysvětlují Pellegrino et al. (1999a) pericentrickými inverzemi. U všech třech druhů rodu *Calyptommatus* – *C. sinebrachiatus*, *C. nicterus* a *C. leiolepis* se vyskytují tzv. neopohlavní chromozomy. Samci mají vždy o jeden chromozom méně: $2n = \text{♀}58 \text{ ♂}57$. Z poslední větve skupiny Gymnophthalminae mají *Psilophthalmus paeminus*, *Gymnophthalmus leucomystax*, *G. vanzoi*, *G. speciosus*, *G. cryptus* a *G. underwoodi* $2n = 44$. *G. pleei* má karyotyp $2n = 34$. Takto velká odchylka v rámci jedné skupiny oproti všem ostatním zástupcům (se známým karyotypem) naznačuje nějakou výraznou evoluční událost, jako například rozsáhlé chromozomové fúze. Napovídalo by tomu i to, že některé chromozomy v karyotypu tohoto druhu jsou dvouramenné.

Skupina Gymnophthalmidae je stejně jako její sesterská skupina Teiidae charakterizována heterogamií samce. Určení pohlaví prostřednictvím XY páru chromozomů známe u dvojice druhů *Micrablepharus maximiliani* a *Micrablepharus atticola*, u druhu *Nothobachia ablephara* a u druhu *Gymnophthalmus pleei*. V rámci skupiny se také vyskytují druhy s neopohlavními chromozomy – u druhů rodu *Calyptommatus* má samec chromozomovou sadu složenou z autozomů a pohlavních chromozomů X_1X_2Y , samice pak z autozomů a pohlavních chromozomů $X_1X_1X_2X_2$.

2.1.3 Amphisbaenia

Skupina Amphisbaenia má na základě mé analýzy nerozřešený ancestrální stav. Předek této skupiny by mohl mít karyotyp $2n = 32$, $2n = 36$, $2n = 38$, $2n = 44$, nebo $2n = 46$. V podstatě se jedná buď o karyotyp s menším počtem chromozomů (32, 36, 38), nebo s větším počtem chromozomů (44, 46). Buď tedy předek měl malý počet chromozomů, odštěpoval větve s modifikovaným karyotypem směrem k většímu počtu chromozomů, a nejedvozenější větve mají malý počet chromozomů sekundárně, nebo naopak - předek měl velký počet chromozomů, během evoluce docházelo u odštěpovaných linií ke změnám s tendencí k redukci počtu chromozomů, a větve „ohraničené“ z obou stran větvemis malým počtem chromozomů mají velký počet sekundárně v důsledku chromozomových přestaveb.

Rhineuridae, sesterská linie ke všem ostatním liniím ve skupině Amphisbaenia, je reprezentovaná druhem *Rhineura floridana*, který má diploidní počet chromozomů $2n = 44$, v rámci druhu se na základě dat ze zdrojů mohou jedinci mírně lišit v počtu makro- a mikrochromozomů.

Ze skupiny **Bipedidae** jsou počty chromozomů známy u tří druhů. Těmi jsou *Bipes tridactylus* diploidním karyotypem $2n = 46$, *B. canaliculatus* s počtem chromozomů $2n = 46$ a *B. biporus* s $2n = 42$. Každý druh má vždy konstantní poměr počtu mikro- a makrochromozomů. *Bipes tridactylus* je jediný druh ze skupiny Amphisbaenia, u kterého máme doposud záznam o pohlavních chromozomech. Vyznačuje se systémem ZW určení pohlaví - heterogametická je zde samice.

Skupina **Blanidae** je v mé analýze reprezentovaná dvěma druhy se známými karyotypy, jimiž

jsou *Blanus cinereus*, $2n = 32$ a *B. strauchi*, $2n = 32$. V případě obou druhů se zdroje shodují i v počtu uváděných makrochromozomů (u obou druhů 12) i mikrochromozomů (u obou druhů 20).

Skupina **Cadeidae** doposud není reprezentována žádným druhem, který by měl známý karyotyp.

Ve skupině **Trogonophiidae** jsou opět dva druhy se známým karyotypem: *Trogonophis wiegmanni* s počtem chromozomů $2n = 36$ (práce se shodují i v uváděném počtu makrochromozomů (12) a mikrochromozomů (24)), a *Diplometopon zarudnyi* s karyotypem $2n = 36$, se stejným rozdělením karyotypu do velikostních tříd chromozomů.

U největší skupiny v rámci skupiny Amphisbaenia – **Amphisbaenidae** – vychází jako ancestrální karyotyp $2n = 36$. Pro linii zahrnující rody *Zygaspis*, *Cynisca* a *Chirindia* vychází ancestrální stav taktéž $2n = 36$. Druhy *Z. violacea* i *Z. quadrifrons* mají oba karyotyp $2n = 36$. Všechny práce se u obou druhů shodují na počtu makrochromozomů (12) a mikrochromozomů (24). Pro linii zahrnující pouze rody *Cynisca* a *Chirindia* pak vychází ancestrální karyotyp $2n = 30$ až 32. Druh *C. leucura* má karyotyp $2n = 30$ až 32 s tím, že práce určuje počet makrochromozomů (12), ale nepodařilo se jednoznačně určit počet mikrochromozomů, kterých bylo vždy 18 až 20. To může naznačovat na intraspecifickou variabilitu v počtu mikrochromozomů u druhu *C. leucura* nebo například na přítomnost B-chromozomů. Druh *Ch. langi* má karyotyp $2n = 30$ až 34, kde práce opět určuje počet makrochromozomů (12) a mění se počet mikrochromozomů od 18 do 22. Nakonec druh *Ch. swynnertoni* má opět $2n = 30$ až 32 s 12 makrochromozomy a 18 až 20 mikrochromozomy.

Druh *Mesobaena huebneri* s nejistým postavením na fylogenetickém stromě skupiny Amphisbaenidae má karyotyp $2n = 46$ (24M 22m).

Druh *Geocalamus acutus* má počet chromozomů $2n = 38$ (14M 24m).

Monopeltis capensis, sesterský druh rodu *Amphisbaena*, má podle zdrojů diploidní karyotyp $2n = 34$ (12M 22m).

Konečně pro celý rod *Amphisbaena* je ancestrální stav karyotypu $2n = 36$. *A. fuliginosa* má podle zdroje diploidní karyotyp $2n = 48$ sestávající z 22 makrochromozomů a 26 mikrochromozomů. *A. mertensii* má karyotyp $2n = 40$ z 18 makro- a 22 mikrochromozomů. *A. innocens* a *A. hyporisso* mají počet chromozomů $2n = 50$, u obou druhů se také autoři shodují na počtu makrochromozomů (22) a mikrochromozomů (28). *A. vermicularis*, *A. bolivica* a *A. camura* mají karyotyp $2n = 44$, u *A. vermicularis* je udáván počet 22 makrochromozomů a 22 mikrochromozomů, zatímco u *A. bolivica* a *A. camura* je karyotyp rozdělený na 24 makro- a 20 mikrochromozomů. *A. alba* má počet chromozomů $2n = 38$, z toho 22 je makrochromozomů a 16 mikrochromozomů. *A. microcephalum* má podle zdrojů diploidní karyotyp $2n = 32$ až 34, z čehož je pozorovatelná možná intraspecifická variabilita. *A. kingii* má počet chromozomů $2n = 26$ (12M 14m). *A. darwini*, *A. hiata*, *A. heterozonata*, *A. trachura* a *A. angustifrons* mají $2n = 30$. Autoři (Hernando (2005) in Falcione & Hernando (2010); Huang et al. (1967) in Cole & Gans (1987); Huang & Gans (1971) in Gans (1978)) se taktéž shodují na počtech makro- a mikrochromozomů pro všechny tyto druhy (12M 18m). U druhu *A. dubia* autoři Beçak et al. (1972) in Falcione & Hernando (2010) uvádí tkáňový polymorfismus v diploidním počtu chromozomů $2n = 25$ až 28, s nejistými počty makro- i mikrochromozomů (12-16M 10-16m). *A. manni*, *A. xera*, *A. caeca* a *A. fenestrata* mají karyotyp $2n = 36$. U všech těchto druhů se práce (Huang & Gans (1971) in Gans (1978); Huang et al. (1967) in Falcione & Hernando

(2010)) shodují i na počtu makro- a mikrochromozomů (12M 24m). Poslední zástupce, *A. ridleyi*, má karyotyp $2n = 46$ (18M 28m).

2.1.4 Lacertidae

Společný předek skupiny Lacertidae mohl mít karyotyp buď $2n = 38$, $2n = 40$, nebo $2n = 44$. Užší taxonomické skupiny mají rozřešené ancestrální stavy mnohem jednoznačněji.

Předek skupiny **Gallotiinae** mohl mít diploidní počet chromozomů buď $2n = 38$ nebo $2n = 40$. Kromě jednoho druhu mají všechny druhy z rodů *Psammodromus* a *Gallotia* zahrnuté v této analýze karyotyp $2n = 40$. Onu výjimku v rámci skupiny Gallotiinae představuje druh *P. hispanicus*, který má počet chromozomů $2n = 38$, což je ancestrální počet chromozomů v sesterské skupině Lacertinae. Zde se nabízí otázka, zda je ancestrálním stavem pro Gallotiinae opravdu $2n = 40$, jak naznačuje parsimonie, nebo zda *P. hispanicus* má ještě čí ancetrální karyotyp a u ostatních linií Gallotiinae docházelo opakovaně ke štěpení chromozomů.

U předka všech druhů ve skupině **Lacertinae** vychází jako ancestrální stav karyotyp $2n = 38$ (obrázek 4).

Ve větvi společné rodům *Heliobolus*, *Pedioplanis*, *Meroles*, *Eremias*, *Omanosaura*, *Mesalina*, *Ophisops* a *Acanthodactylus* se v rámci této analýzy nenajde ani jeden druh s karyotypem, který by se lišil od toho ancestrálního.

Phoenicolacerta laevis, sesterský druh všem zbývajícím rodům ze skupiny Lacertinae, má karyotyp $2n = 38$ i s klasickým rozdělením na 36M a 2m.

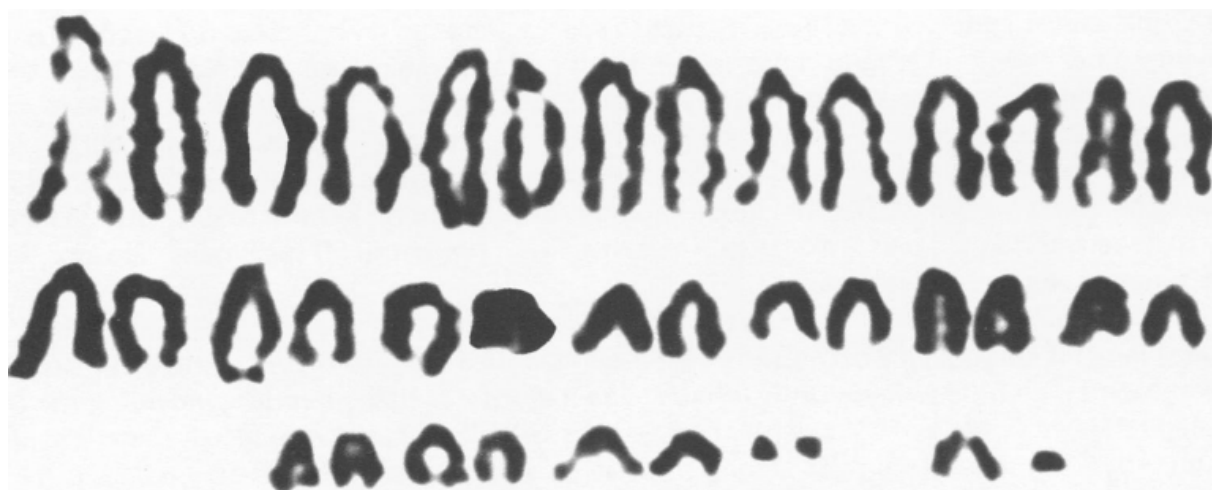
Pro větev vedoucí k rodům *Zootoca* a *Takydromus* je ancestrální stav karyotypu taktéž $2n = 38$. Od tohoto typu se liší karyotyp druhu *T. sexlineatus*, u kterého různé práce uvádí diploidní počty chromozomů od 38 do 42. V tomto případě je těžké vyhodnotit, zda jde v případě druhu *T. sexlineatus* ještě pořád o vnitrodruhovou variabilitu, nebo už o kryptické druhy.

Dalším zajímavým případem je druh *Zootoca vivipara*. Je to jeden z mála druhů skupiny Lacertidae, který je schopný viviparie. Přesněji řečeno, v různých oblastech svého rozšíření má viviparní a oviparní populace. Zvláštností tohoto druhu dále je, že některé populace mají geneticky určené pohlaví pomocí ZW systému pohlavních chromozomů a obě pohlaví mají v tom případě shodný celkový počet chromozomů ($2n = 36$), zatímco u jiných populací se vyvinuly neopohlavní chromozomy (vzniklé pravděpodobně fúzí W chromozomu s autozomem), což se projevuje tím, že samice v takových populacích mají o jeden chromozom méně ($2n = 35$). Surget-Groba et al. (2001) rekonstruovali fúzi W pohlavního chromozomu s autozomem a následnou pericentrickou inverzi neo-W chromozomu, čímž se z jednoramenného chromozomu stal dvouramenný (aniž by došlo k další změně počtu chromozomů). Některé poddruhy, například *Z. vivipara vivipara* a *Z. vivipara carniolica* se už ani na kontaktních areálech nekříží (Cornetti et al., 2015).

Na příkladu druhu *Z. vivipara* lze vidět, jak dynamické někdy mohou být změny v karyotypu. Zajímavé je vidět tyto změny probíhat v rámci jednoho široce rozšířeného druhu v kontrastu s tím, jak je zbytek skupiny Lacertidae (taktéž široce rozšířený) ohledně těchto změn karyotypu konzervativní. Poměrně velkou variabilitu v rámci tohoto druhu mohlo způsobit například to, že při tak velkém areálu rozšíření mohla mít *Z. vivipara* v průběhu kvartéru několik různých refugií. Nebylo by ani překvapením, pokud by se časem přistoupilo k rozdělení tohoto druhu

na několik menších, s ohledem na to, že viviparie u něj vznikla pravděpodobně pouze jednou (Surget-Groba et al., 2001).

Předek linie vedoucí k rodům *Timon*, *Lacerta*, *Teira* a *Podarcis* měl opět karyotyp $2n = 38$. Jedinou výjimkou jsou v této linii druhy *T. princeps*, *T. lepidus* a *T. pater*, které mají všechny počet chromozomů $2n = 36$. U každého z druhů *T. lepidus* a *T. pater* se uvažuje o tom, že jeden velký metacentrický chromozom vznikl centrickou fúzí. Všechny zbývající druhy této linie mají počet chromozomů $2n = 38$, 36 makrochromozomů a 2 mikrochromozomy.



Obr. 4: Karyotyp druhu *Lacerta trilineata*, $2n = 38$. Makrochromozomy (35) jsou všechny akrocentrické, mikrochromozomy jsou tři, protože pár pohlavních chromozomů je heteromorfní - W chromozom je mikrochromozom. Převzato z Gorman et al. (1969).

Druhy *Hellenolacerta graeca* a *Dalmatolacerta oxycephala* mají karyotyp $2n = 38$. U druhu *D. oxycephala* je také zaznamenána pro zástupce skupiny Lacertinae typická skladba karyotypu z 36 makrochromozomů a 2 mikrochromozomů.

Archaeolacerta bedriagae má diploidní karyotyp $2n = 38$ (36M 2m).

Čtvrtou velkou odchylkou od ancestrálního karyotypu skupiny Lacertinae je celý klad zahrnující druhy rodu *Iberolacerta*. *I. monticola*, *I. martinezricai*, *I. cyreni* a *I. horvathi* mají karyotyp $2n = 36$ a postrádají mikrochromozomy. U druhu *I. aurelioi* se liší počtem chromozomů samci a samice - samec má $2n = 30$, samice $2n = 29$. U druhu *I. aurelioi* se tedy setkáváme s neopohlavními chromozomy. Druh *I. aranica* se vyznačuje karyotypem $2n = 26$ a stejně jako všechny ostatní druhy rodu *Iberolacerta* nemá ve své chromozomové sadě mikrochromozomy. U druhu *I. bonnali* se setkáváme s analogickou situací jako u druhu *I. aurelioi*, samci mají $2n = 28$ a samice $2n = 27$ (opět je pohlaví určováno pomocí neopohlavních chromozomů).

Poslední odchylkou od ancestrálního karyotypu skupiny Lacertinae je karyotyp druhu *Parvilacerta parva*, který představuje počet chromozomů $2n = 24$.

Celý klad vedoucí k rodům *Algyroides* a *Darevskia* má ancestrální karyotyp $2n = 38$ a žádný druh řazený do tohoto kladu se známým karyotypem se od toho ancestrálního neliší.

Celkově má skupina Lacertidae (a konkrétně hlavně skupina Lacertinae) pozoruhodně konzervativní podobu karyotypu. Nejen samotný počet chromozomů ($2n = 38$), ale i jejich morfologie a poměr velikostních tříd jsou až na výjimky stejné – dva mikrochromozomy a 36

makrochromozomů, které jsou u zástupců skupin Lacertinae i Gallotiinae vždy akrocentrické. Absence metacentrických chromozomů může znamenat, že zatím v evoluci nedocházelo ke chromozomovým fúzím či pericentrickým inverzím (kterými často vznikají metacentrické chromozomy u gekonů, Johnson Pokorná et al., 2015), nebo byly takovéto mutace efektivně odstraňovány – například působením samičího meiotického tahu upřednostňujícím akrocentrické chromozomy (Villena & Sapienza, 2001). Případně může být tato situace způsobena extrémně rychlou radiací a proto velmi malým evolučním stářím čeledi, nebo alespoň podčeledi Lacertinae (Mayer & Pavlicev, 2007).

Ve skupině Lacertidae je pohlaví určováno systémem ZW pohlavních chromozomů, heterogametické jsou tedy samice, stejně jako u druhu *B. tridactylus* ze sesterské skupiny Amphisbaenia. K tomu, abychom mohli prohlásit, že takové určení pohlaví měl i společný předek skupiny Lacertidae, ale zatím nemáme dostatek dat.

U skupiny Gallotiinae víme, že druhy *Psammodromus algirus* a *Gallotia galloti* mají pohlaví určené systémem ZW pohlavních chromozomů. Ze skupiny Lacertinae mají pohlaví určeno ZW pohlavními chromozomy druhy *Heliobolus lugubris*, *Pedioplanis namaquensis*, *Meroles cuneirostris*, *Eremias velox*, *Eremias arguta*, *Eremias multiocellata* (Wang et al., 2014), *Mesalina olivieri*, *Ophisops elegant*, *Acanthodactylus erythrurus* a *Takydromus sexlineatus*.

Zajímavý druh *Zootoca vivipara* už jsem ve spojitosti s pohlavními chromozomy zmiňovala výše. Vyskytují se u něj populace se systémem ZW pohlavních chromozomů, ale i populace s mnohačetnými neopohlavními chromozomy, tedy populace, kde samec má 32 autozomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy a samice 32 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy.

Další druhy, u kterých se ví, zda mají rozlišitelné pohlavní chromozomy, mají vždy ZW systém určení pohlaví. Jsou to: *Timon pater*, *Lacerta viridis*, *Lacerta trilineata*, *Lacerta agilis*, *Lacerta strigata*, *Teira perspicillata*, *Teira dugesii*, *Podarcis melisellensis*, *Podarcis tiliguerta*, *Podarcis siculus*, *Podarcis muralis*, *Podarcis wagleriana*, *Podarcis erhardii*. Pomocí studie karyotypu druhu *L. agilis* se Srikulnath et al. (2014) snažili moderními metodami cytogenetiky rekonstruovat evoluci karyotypu skupiny Lacertidae. Protože ale postupovali tak, že pohlavní chromozom Z u *L. agilis* nejprve určili, a v závislosti na tom pak prováděli experimenty a porovnávali cytogenetické mapy se zástupci skupiny Toxicofera, výsledky jejich práce jsou pravděpodobně chybné.

Dále mají ZW pohlavní chromozomy druhy *Iberolacerta monticola*, *I. cleni* a *I. horvathi*. Druhy *I. aurelioi* a *I. bonnali* mají od ZW systému odvozený systém neopohlavních chromozomů. Samci druhu *I. aurelioi* mají 26 autozomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy, samice téhož druhu mají 26 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy. U druhu *I. bonnali* mají samci 24 autozomů a $Z_1Z_1Z_2Z_2$ pohlavní chromozomy, samice 24 autozomů a Z_1Z_2W pohlavní chromozomy.

Nakonec mají ZW systém určování pohlaví ve skupině Lacertinae ještě druhy *Parvilacerta parva*, *Darevskia chlorogaster* a *Darevskia armeniaca*. U druhů rodu *Darevskia* navíc existují v rozmnožování podobně zajímavé situace jako například u rodu *Aspidoscelis*. Například druhy *D. unisexualis*, *D. armeniaca*, *D. rostombekovi* a *D. dahli* zahrnuté do mé analýzy jsou partenogenetické (Fu et al., 2000; Fu & Murphy, 1997). *D. armeniaca* a *D. unisexualis* na jedné z lokalit v Arménii hybridizují s bisexuálním druhem *D. valentini* a vytvářejí jak samčí hybridy, tak sterilní triploidní samice ($3n = 57$), i intersexuální jedince (Danielyan et al., 2008).

To, že hybridy vznikající v rámci asexuálního komplexu *Darevskia*, jsou často triploidní samčí intersexuální nebo samičí sterilní jedinci se ZZW systémem pohlavních chromozomů, nebo ZZZW samčí tetraploidní jedinci, napovídá tomu, že na jejich W chromozomu a možná i na W chromozomu ostatních ještěrek nejspíše není dominantní gen, který by vedl k feminizaci gonád. Zde se projevuje rozdíl v systémech určujících pohlaví, když tento komplex v rámci rodu *Darevskia* porovnáme s komplexem zmíněným výše – s komplexem hybridních druhů rodu *Aspidoscelis*, kde se vzniklé triploidní druhy partenogeneticky rozmnožují (Pennock, 1965).

3 ZÁVĚR

V této práci shrnuji literární data o karyotypech druhů ze skupiny *Laterata* a o jejich pohlavních chromozomech. Na základě dat o počtu chromozomů pro 209 druhů a dat o typu genotypově určeného pohlaví pro 47 druhů šupinatých plazů jsem provedla fylogenetické analýzy a pokusila jsem se metodou maximální parsimonie určit nejpravděpodobnější ancestrální stavy pro celou skupinu *Laterata* i pro užší taxony.

Pro celou skupinu *Laterata* vyšel ancestrální stav počtu chromozomů nerozřešený. V podstatě jsou ale v možnostech pouze stavy $2n = 38$, nebo $2n = 44$. Celkově je tento klad v počtu chromozomů poměrně hodně variabilní s tím, že skupiny *Teiidae*, *Gymnophthalmidae* a *Amphisbaenia* jsou o dost více variabilní, než skupina *Lacertidae*. Ta je naopak pozoruhodně konzervativní, s malým počtem výjimek, s dobře rozřešeným ancestrálním stavem a oproti ostatním skupinám mladší, což může být důvod pro její ostatní charakteristiky co se karyotypu týče. Variabilita v karyotypu skupiny *Laterata* je pravděpodobně výsledkem četných nezávislých chromozomových fúzí, rozpadů, ale také i pericentrických inverzí. Zároveň ale jednotlivé stavy karyotypu dobře korelují s tím, jak jsou si které skupiny druhů příbuzné.

Určování pohlaví by u skupiny *Laterata* zasloužilo důkladnější studium. Co se týče hypotézy samičího meiotického tahu, systém neopohlavních chromozomů $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$ je známý u tří příbuzných druhů ve skupině *Gymnophthalmidae* a o systému neopohlavních chromozomů $Z_1Z_1Z_2Z_2/Z_1Z_2W$ víme u třech druhů ve skupině *Lacertidae*, ovšem zde jde o dva nezávislé vzniky takového systému. Samotné *Laterata* jako celek tedy nepodporují hypotézu o vzácnějším výskytu mnohačetných pohlavních chromozomů u skupin se samičí heterogamií (přestože širší srovnávací analýzy ji podporují – Pokorná et al., 2014; Pennel et al., 2015). Na druhé straně je nutné dodat, že počet cytogeneticky studovaných druhů čeledí *Gymnophthalmidae* a *Teiidae* je dosud poměrně malý a znalostí o jejich pohlavních chromozomech je ještě méně. Z omezeného počtu známých druhů se samičí heterogamií se usuzovalo na rozšíření samičí heterogamie na celou tuto linii, je ale možné, že se v ní vyskytují i jiné způsoby determinace pohlaví.

Mezi pohlavními chromozomy XY u dvojice skupin *Teiidae* a *Gymnophthalmidae* a ZW u dvojice skupin *Amphisbaenia* a *Lacertidae* na základě mé analýzy nelze rozhodnout, které z nich jsou pro skupinu *Laterata* ancestrální. Mohly by být homologické, pokud by systém pohlavních chromozomů XY vznikl ze systému ZW. Stejně tak by ale mohly být výsledky nezávislého vzniku u každé dvojice skupin z autozomů společného předka.

4 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Arribas OJ, Odierna G. 2004. Karyological and osteological data supporting the specific status of *Iberolacerta (cyreni) martinezricai* (Arribas, 1996). *Amphibia-Reptilia*, 25: 359-367

Arronet VN. 1973. Morphological changes of nuclear structures in the oogenesis of reptiles (Lacertidae, Agamidae). *Journal of herpetology*, Vol 7, 3: 163-193

Belcheva RG, Biserkov VY, Ilieva HL, Beschkov VA, Petkov PM. 1986. Karyological studies on *Lacerta vivipara* (Jacq.) collected in Bulgaria. *Cytologia*, 51: 567-570

Belcheva RG, Biserkov VY, Konstantinov GH, Ilieva HL, Beshkov VA. 1984. Cytogenetic investigations of *Lacerta erhardi riveti* Chab. (Lacertidae, Reptilia). *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, Vol 37, 10: 1411-1413

Belcheva RG, Ilieva HL, Beshkov VA. 1983. Karyological investigations of the Crimean lizard *Lacerta taurica taurica* Pall. (Reptilia, Lacertidae). *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, Vol 36, 7: 971-974

Bertolotto CEV, Pellegrino KCM, Yonenaga-Yassuda Y. 2004. Occurrence of B chromosomes in lizards: a review. *Cytogenetic and Genome Research*, 106: 243-246

Bickham JW, McKinney ChO, Mathews MF. 1976. Karyotypes of the parthenogenetic whiptail lizard *Cnemidophorus laredoensis* and its presumed parental species (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, Vol 32, 4: 395-399

Cano J, Baez M, Lopez-Jurado LF, Ortega G. 1984. Karyotype and chromosome structure in the lizard, *Gallotia galloti* in the Canary islands. *Journal of Herpetology*, Vol 18, 3: 344-346

Capula M, Nascetti G, Capanna E. 1982. Chromosome uniformity in Lacertidae: new data on four Italian species. *Amphibia-Reptilia*, 3 (2): 207-212

Castiglia R, Annesi F, Bezerra AMR, García A, Flores-Villela O. 2010. Cytotaxonomy and DNA taxonomy of lizards (Squamata, Sauria) from a tropical dry forest in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve on the coast of Jalisco, Mexico. *Zootaxa*, 2508: 1-29

Cobror NdiO, Chieffi CG. 1984. The chromosome complement of some insular lacertid lizards. *Acad. Naz. Dei Lincei*, Ser 8, Vol 76: 189-193

Cole ChJ, Dessauer HC, Barrowclough GF. 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard, *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: new evidence and a review. *American Museum Novitates*, 2905: 1-38

Cole ChJ, Dessauer HC, Markevich AL. 1993. Missing link found: the second ancestor of *Gymnophthalmus underwoodi* (Squamata: Teiidae), a South American lizard of hybrid origin. *American Museum Novitates*, 3055: 1-13

- Cole ChJ, Dessauer HC, Townsend CR, Arnold MG. 1990.** Unisexual lizards of the genus *Gymnophthalmus* (Reptilia: Teiidae) in the Neotropics: genetics, origin, and systematics. *American Museum Novitates*, 2994: 1-29
- Cole ChJ, Dessauer HC, Townsend CR, Arnold MG. 1995.** *Kentropyx borckiana* (Squamata: Teiidae): a unisexual lizard of hybrid origin in the Guiana region, South America. *American Museum Novitates*, 3145: 1-23
- Cole ChJ, Dessauer HC. 1993.** Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana region, South America, with descriptions of new species. *American Museum Novitates*, 3081: 1-30
- Cole ChJ, Gans C. 1987.** Chromosomes of *Bipes*, *Mesobaena*, and other Amphisbaenians (Reptilia), with comments on their evolution. *American Museum Novitates*, 2869: 1-9
- Cole ChJ, Lowe ChH, Wright JW. 1969.** Sex chromosomes in Teiid whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *American Museum Novitates*, 2395: 1-14
- Cole ChJ, McCoy CJ, Achaval F. 1979.** Karyotype of a South American Teiid lizard, *Cnemidophorus lacertoides*. *American Museum Novitates*, 2671: 1-5
- Cole ChJ, Painter ChW, Dessauer HC, Taylor HL. 2007.** Hybridization between the endangered unisexual gray-checked whiptail lizard (*Aspidoscelis dixonii*) and the bisexual western whiptail lizard (*Aspidoscelis tigris*) in southwestern New Mexico. *American Museum Novitates*, 3555: 1-31
- Cole ChJ, Taylor HL, Baumann DP, Baumann P. 2014.** Neaves' whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae). *Breviora*, 539: 1-19
- Cole ChJ. 1984.** Unisexual lizards. *Scientific American*, Vol 250, 1: 94-100
- Cornetti L, Belluardo F, Ghielmi S, Giovine G, Ficetola GF, Bertorelle G, Vernesi C, Hauffe HC. 2015.** Reproductive isolation between oviparous and viviparous lineages of the Eurasian common lizard *Zootoca vivipara* in a contact zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114: 666-673
- Cremer T, Cremer M, Dietzel S, Müller S, Solovei I, Fakan S. 2006.** Chromosome territories – a functional nuclear landscape. *Current Opinion in Cell Biology*, 18:307–316
- Dallai R, Baroni Urbani C. 1967.** Fine resolution of the kartogram of *Lacerta sicula campestris* (De Betta). *Caryologia*, Vol 20, 4: 347-353
- Danielyan F, Arakelyan M, Stepanyan I. 2008.** Hybrids of *Darevskia valentini*, *D. armeniaca* and *D. unisexualis* from a sympatric population in Armenia. *Amphibia-Reptilia*, 29: 487-504
- Darevsky IS, Kupriyanova LA, Bakradze MA. 1978.** Occasional males and intersexes in parthenogenetic species of caucasian rock lizard (genus *Lacerta*). *Copeia*, 2: 201-207

De Smet WHO. 1981. Description of the orcein stained karyotypes of 36 lizard species (Lacertilia, Reptilia) belonging to the families Teiidae, Scincidae, Lacertidae, Cordylidae and Varanidae (Autarchoglossa). *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*, 76: 73-118

Dessauer HC, Cole ChJ, Townsend CR. 2000. Hybridization among western whiptail lizards (*Cnemidophorus tigris*) in Southwestern New Mexico: population genetics, morphology, and ecology in three contact zones. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-148

dos Santos RML, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y, Pellegrino KCM. 2008. Differential staining and microchromosomal variation in karyotypes of four Brazilian species of Tupinambinae lizards (Squamata: Teiidae). *Genetica*, 134: 261-266

dos Santos RML, Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 2007. Banding patterns and chromosomal evolution in five species of neotropical Teiinae lizards (Squamata: Teiidae). *Genetica*, 131: 231-240

Falcione C, Hernando A. 2010. A new karyotypic formula for the genus *Amphisbaena* (Squamata: Amphisbaenidae). *Phyllomedusa*, Vol 9, 1: 75-80

Fritts TH. 1969. The systematics of the parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex. *Copeia*, Vol 1969, 3: 519-535

Fritz B, Bischoff W, Fritz J-P. 1991. Karyologische Untersuchungen an der Omaneidechse *Lacerta jayakari* Boulenger 1887. *Bonn. zool. Beitr.*, Vol 42, 1: 67-73

Fu J, Murphy RW, Darevsky IS. 2000. Divergence of the cytochrome b gene in the *Lacerta raddei* complex and its parthenogenetic daughter species: evidence for recent multiple origins. *Copeia*, 2: 432-440

Fu J, Murphy RW. 1997. Toward the phylogeny of caucasian rock lizards: implications from mitochondrial DNA gene sequences (Reptilia: Lacertidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121: 463-477

Gans C. 1978. The characteristics and affinities of the *Amphisbaenia*. *The zoological society of London*, 34: 347-416

Gorman GC, Jovanović V, Nevo E, McCollum FC. 1970. Conservative karyotypes among lizards of the genus *Lacerta* from the Adriatic islands. *Genetika*, Vol 2, 2: 149-154

Gorman GC. 1969. New chromosome data for 12 species of lacertid lizards. *Journal of herpetology*, Vol 3, 1/2: 49-54

Gorman GC. 1970. Chromosomes and the systematics of the family Teiidae (Sauria, Reptilia). *Copeia*, Vol 1970, 2: 230-245

Goux JM, Pasteur G. 1986. A sex-linked enzyme in a reptile - association with a recent centric fusion in the common lizard. *Genet Res Camb*, 48: 21-25

- Hernando A. 1994.** Cariotipo y región organizadora del nucleolo en *Teius teyou* (Daudin, 1802) (Squamata: Teiidae). *Cuadernos de Herpetología*, Vol 8, 1: 87-89
- Chevalier M, Dufaure JP, Lecher P. 1979.** Cytogenetic study of several species of *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia) with particular reference to sex chromosomes. *Genetica*, Vol 50, 1: 11-18
- Johnson Pokorná M, Trifonov VA, Rens W, Ferguson-Smith MA, Kratochvíl L. 2015.** Low rate of interchromosomal rearrangements during old radiation of gekkotan lizards (Squamata: Gekkota). *Chromosome research*, Vol 23, 2: 299-309
- Kupriyanova L, Kuksin A, Odierna G. 2008.** Karyotype, chromosome structure, reproductive modalities of three Southern Eurasian populations of the common lacertid lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). *Acta Herpetologica*, Vol 3, 2: 99-106
- Kupriyanova L, Niskanen M, Oksanen TA. 2014.** Karyotype dispersal of the common lizard *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) in eastern and northeastern Fennoscandia. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 90: 83-90
- Kupriyanova L. 1990.** Cytogenetic studies in lacertid lizards. *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*. 242-245
- Kupriyanova L. 2010.** Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards. *Cytogenetic and Genome Research*, 127: 273-279
- Kupriyanova LA. 1994.** Structure, localization and stability of chromosomes in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family. *Russian Journal of Herpetology*, Vol 1, 2: 161-168
- Laguna MM, Amaro RC, Mott T, Yonenaga-Yassuda Y, Rodrigues MT. 2010b.** Karyological study of *Amphisbaena ridleyi* (Squamata, Amphisbaenidae), an endemic species of the Archipelago of Fernando de Noronha, Pernambuco, Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, Vol 33, 1: 57-61
- Laguna MM, Rodrigues MT, dos Santos RML, Yonenaga-Yassuda Y, Ávila-Pires TCS, Hoogmoed MS, Pellegrino KCM. 2010a.** Karyotypes of a cryptic diploid form of the unisexual *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae) and the bisexual *Leposoma ferreirai* from the lower Rio Negro, Amazonian Brazil. *Journal of Herpetology*, Vol 44, 1: 153-157
- Lee, MSY. 2005.** Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence. *Organisms, Diversity & Evolution*, 5: 25-45
- Levan A, Fredga K, Sandberg AA. 1964.** Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, Vol 52, 2: 201-220
- Lowe ChH, Wright JW, Cole ChJ, Bezy RL. 1970.** Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology*, Vol 19, 2: 128-141

- Lutes AA, Baumann DP, Neaves WB, Baumann P. 2011.** Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108: 9910-9915
- Manning GJ, Cole ChJ, Dessauer HC, Walker JM. 2005.** Hybridization between parthenogenetic lizards (*Aspidoscelis neomexicana*) and gonochoristic lizards (*Aspidoscelis sexlineata viridis*) in New Mexico: Ecological, morphological, cytological, and molecular kontekst. *American Museum Novitates*, 3492: 1-56
- Manríquez-Morán NL, Vilagrán-Santa Cruz M, Méndez-De La Cruz FR. 2000.** Origin and evolution of the parthenogenetic lizards, *Cnemidophorus maslini* and *C. cozumela*. *Journal of Herpetology*, Vol 34, 4: 634-637
- Markezich AL, Cole ChJ, Dessauer HC. 1997.** The blue and green whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) of the peninsula de Paraguana, Venezuela: systematics, ecology, descriptions of two new taxa, and relationships to whiptails of the Guianas. *American Museum Novitates*, 3207: 1-60
- Mateo JA, López-Jurado LF, Cano J, Guillaume CP. 1999.** Intraspecific variability in nucleolar organiser position in *Lacerta (Timon) lepida*. *Amphibia-Reptilia*, 20: 73-77
- Mayer W, Pavlicev M. 2007.** The phylogeny of the family Lacertidae (Reptilia) based on nuclear DNA sequences: Convergent adaptations to arid habitats within the subfamily Eremiinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 1155-1163
- Neaves WB. 1971.** Tetraploidy in a hybrid lizard of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae). *Breviora*, 381: 1-25
- Nogusa S. 1953.** A study of the chromosomes of some lizards, with special remarks on the m-chromosomes. *Cytologia* 18: 29-35
- Odierna G, Aprea G, Arribas OJ, Capriglione T, Caputo V, Olmo E. 1996.** The karyology of the Iberian rock lizards. *Herpetologica*, Vol 52, 4: 542-550
- Odierna G, Aprea G, Arribas OJ, Kupriyanova L, Olmo E. 1998.** Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Ital. J. Zool.*, 65: 295-302
- Odierna G, Heulin B, Guillaume C-P, Vorgin N, Aprea G, Capriglione T, Surget-Groba Y, Kupriyanova L. 2001.** Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara*. *Ecography*, 24: 332-340
- Odierna G, Olmo E, Capriglione T, Caputo V. 1990.** Karyological differences between *Lacerta lepida* and *Lacerta pater*. *Journal of Herpetology*, Vol 24, 1: 97-99
- Olmo E, Cobror O, Morescalchi A, Odierna G. 1984.** Homomorphic sex chromosomes in the Lacertid lizard *Takydromus sexlineatus*. *Heredity*, 53: 457-459

Olmo E, Odierna G, Capriglione T, Cardone A. 1990. DNA and chromosome evolution in lacertid lizards. *Cytogenetics of Amphibians and Reptiles*, 181-204

Olmo E, Odierna G, Cobror O. 1986. C-band variability and phylogeny of Lacertidae. *Genetica*, 71: 63-74

Olmo E. 1981. Evolution of genome size and DNA base composition in reptiles. *Genetica*, Vol 57, 1: 39-50

Pardo-Manuel de Villena F, Sapienza C. 2001. Female meiosis drives karyotypic evolution in mammals. *Genetics*, 159: 1179–1189

Peccini-Seale D, Rocha CFD, Almeida TMB, Araújo AFB, De Sena MA. 2004. Cytogenetics of the Brazilian whiptail lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae) from a restinga area (Barra de Maricá) in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 64(3B): 661-667

Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 1999a. Chromosomal polymorphisms due to supernumerary chromosomes and pericentric inversions in the eyelidless microteiid lizard *Nothobachia ablephara* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Chrom Res*, 7: 247-254

Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 1999b. Chromosomal evolution in the Brazilian lizards of genus *Leposoma* (Squamata, Gymnophthalmidae) from Amazon and Atlantic rain forests: banding patterns and FISH of telomeric sequences. *Hereditas*, 131: 15-21

Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y. 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*, Vol 37, 1: 197-199

Pennel MW, Kirkpatrick M, Otto SP, Vamosi JC, Peichel CL, Valenzuela N, Kitano J. 2015. Y Fuse? Sex chromosome fusions in fishes and reptiles. *PLoS Genet* 11(5): e1005237

Pennock LA. 1965. Triploidy in parthenogenetic species of the Teiid lizard, genus *Cnemidophorus*. *Science*, Vol 149, 3683: 539-540

Pokorná M, Altmanová M, Kratochvíl L. 2014. Multiple sex chromosomes in the light of female meiotic drive in amniote vertebrates. *Chromosome Res*, 22 :35–44

Pokorná M, Giovannotti M, Kratochvíl L, Kasai F, Trifonov VA, O'Brien PCM, Caputo V, Olmo E, Ferguson-Smith MA, Rens W. 2011a. Strong conservation of the bird Z chromosome in reptilian genome sis revealed by comparative painting despite 275 million years divergence. *Chromosoma*, 120: 455-468

Pokorná M, Kratochvíl L, Kejnovský E. 2011b. Microsatellite distribution on sex chromosomes at different stages of heteromorphism and heterochromatinization in two lizard species (Squamata: Eublepharidae: *Coleonyx elegans* and Lacertidae: *Eremias velox*). *BMC Genetics*, 12:90

Pokorná M, Kratochvíl L. 2009. Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap? *Zoological Journal of Linnean Society*, 156: 168-183

- Porter CA, Crombie RI, Baker RJ. 1989.** Karyotypes of five species of Cuban lizards. *Occasional papers the Museum Texas Tech University*, 130: 1-6
- Porter CA, Hamilton MJ, Sites JW, Baker RJ. 1991.** Location of ribosomal DNA in chromosomes of Squamate reptiles: systematic and evolutionary implications. *Herpetologia*, Vol 47, 3: 271-280
- Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ. 2013.** A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary biology*, 13:93
- Reeder TW, Cole ChJ, Dessauer HC. 2002.** Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates*, 3365: 1-64
- Robinson MD. 1973.** Chromosomes and systematics of the Baja California whiptail lizards *Cnemidophorus hyperythrus* and *C. ceralbensis* (Reptilia: Teiidae). *Systematic Zoology*, Vol 22, 1: 30-35
- Rocha CFD, Bergallo HG, Peccinini-Seale D. 1997.** Evidence of an unisexual population of the Brazilian whiptail lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with description of a new species. *Herpetologica*, Vol 53, 3: 374-382
- Rojo V, Giovannotti M, Naveira H, Nisi Cerioni P, González-Tizón AM, Caputo Barucchi V, Galán P, Olmo E, Martínez-Lage A. 2013.** Karyological characterization of the endemic Iberian lizard, *Iberolacerta monticola* (Squamata, Lacertidae): insights into sex chromosome evolution. *Cytogenetic and Genome Research*, 142: 28-39
- Srikulnath K, Matsubara K, Uno Y, Nishida Ch, Olsson M, Matsuda Y. 2014.** Identification of the linkage group of the Z sex chromosomes of the sand lizard (*Lacerta agilis*, Lacertidae) and elucidation of karyotype evolution in lacertid lizards. *Chromosoma*, 123: 563-575
- Surget-Groba Y, Heulin B, Guillaume C-P, Thorpe RS, Kupriyanova L, Vogrin N, Maslak R, Mazzotti S, Venczel M, Ghira I, Odierna G, Leontyeva O, Monney JC, Smith N. 2001.** Intraspecific Phylogeography of *Lacerta vivipara* and the Evolution of Viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 18, 3: 449–459
- Taylor HL, Cole ChJ, Dessauer HC, Parker ED Jr. 2003.** Congruent patterns of genetic and morphological variation in the parthenogenetic lizard *Aspidoscelis tessellata* (Squamata: Teiidae) and the origins of color pattern classes and genotypic clones in eastern New Mexico. *American Museum Novitates*, 3424: 1-40
- Townsend TM, Larson A, Louis E, Macey JR. 2004.** Molecular phylogenetics of squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Syst. Biol.*, Vol 53, 5: 735-757
- Vidal N, Hedges SB. 2005.** The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C.R.Biologies*, 328: 1000-1008

Wang C, Tang X, Xin Y, Yue F, Yan X, Liu B, An B, Wang X, Chen Q. 2014. Identification of sex chromosomes by means of comparative genomic hybridization in a lizard, *Eremias multiocellata*. *Zoological Science*, Vol 32, 2: 151-156

Ward OG, Cole CJ. 1986. Nucleolar dominance in diploid and triploid parthenogenetic lizards of hybrid origin. *Cytogenet Cell Genet*, 42: 177-182

Yang Y, Gao Z, Zhao E. 1989. Karyotypic studies of *Sphenomorphus indicus* (Scincidae) and *Takydromus septentrionalis* (Lacertidae). *Chinese herpetological research*, Vol 2, 2: 55-59

Yonenaga-Yassuda Y, Rodrigues MT, Pellegrino KCM. 2005. Chromosomal banding patterns in the eyelid-less microteiid lizard radiation: The X1X1X2X2:X1X2Y sex chromosome system in *Calyptommatus* and the karyotypes of *Psilophthalmus* and *Tretioscincus* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Genetics and Molecular Biology*, Vol 28, 4: 700-709

Yonenaga-Yassuda Y, Rodrigues MT. 1999. Supernumerary chromosome variation, heteromorphic sex chromosomes and banding patterns in microteiid lizards of the genus *Micrablepharus* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Chrom Res*, 6: 21-29

4.1 PŘEVZATÁ LITERATURA

Bečak ML, Bečak W, Denaro L. 1972. Chromosome polymorphism, geographical variation and karyotypes in Sauria. *Caryologia*, 25(3): 313-326

Huang CC, Clak HF, Gans C. 1967. Karyological studies on fifteen forms of amphisbaenians (Amphisbaenia-Reptilia). *Chromosoma*, 22(1): 1-15

Huang CC, Gans C. 1971. The chromosomes of 14 species of amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). *Cytogenetics*, 10(1): 10-22

Macgregor H, Klosterman L. 1979. Observations on the cytology of *Bipes* (Amphisbaenia) with special reference to its lampbrush chromosomes. *Chromosoma*, 72(1): 67-87

Matthey, R. 1933. Nouvelle contribution a l'etude des chromosomes chez les sauriens. *Rev. Suisse Zool.*, 40:281-316.

Soma M, Bečak ML & Bečak W. 1975. Estudio comparativo do contenido de DNA em 12 species de lacertilios. *Ciencia e Cultura*, 27: 1322-1328

4.2 ELEKTRONICKÉ ZDROJE

<http://www.reptile-database.org/>

<http://chromorep.univpm.it/>

<http://mesquiteproject.org/>